

На правах рукописи

МИХАЙЛОВА
Екатерина Ивановна

СКРЕБНИ РОДА *NEOESCHINORHYNCHUS*
(ACANTHOSERPHALES: NEOESCHINORHYNCHIDAE)
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ (ТАКСОНОМИЯ,
ЗООГЕОГРАФИЯ, ЭКОЛОГИЯ)

03.02.11 – паразитология

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук **Атрашкевич Геннадий Иванович**

Официальные оппоненты:

Иешко Евгений Павлович, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, заведующий лабораторией паразитологии растений и животных

Шульман Борис Соломонович, кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, старший научный сотрудник

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, г. Москва

Защита состоится «___» _____ 2015 года в _____ часов на заседании Диссертационного совета Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1. Факс: (812)328-29-41, электронный адрес: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН www.zin.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Несмотря на богатство мировой фауны рода *Neoechinorhynchus*, которая насчитывает в настоящее время более 100 видов, в пресноводных рыбах России за всю историю было отмечено не более 8 видов этого рода. Два из них: *N. rutili* (найденный первоначально в Европе) и *N. crassus* (впервые описанный в Америке), многократно регистрировались в субарктическом поясе северной Азии (Пугачев, 2004). Именно к этим двум видам было сведено разнообразие представителей рода *Neoechinorhynchus* в России (Определитель..., 1987) по итогам изучения Е. С. Скрыбиной их морфологической изменчивости (Скрыбина, 1978, 1979).

В результате остались в стороне многие противоречия, которые по-прежнему служат поводом для вопросов. В частности, не имеет объяснения тот факт, что в Азии *N. crassus* массово паразитирует на сигах, но не обнаружен в обитающем симпатрично чукучане (Пугачев, 2004), тогда как в Северной Америке этот скребень встречается преимущественно в рыбах из семейства Чукучановых (Hoffman, 1967, 1999). Кроме того, валидный в американской фауне вид *N. tumidus* (Amin, 2002) в России числится синонимом *N. crassus* (Пугачев, 2004). В настоящее время *N. rutili* считается широко распространенным эврибионтным видом (Van Cleave, Lynch, 1950, Петроченко, 1956, Трофименко, 1969, Пугачев, 1984, Соколов, 2004). Пока ареал его распространения был ограничен Европой, связь этого вида с карповыми рыбами не вызывала сомнения (Lühe, 1911; Быховская, 1936), но в дальнейшем при обнаружении его в Сибири *N. rutili* был признан характерным паразитом сиговых рыб (Бауер, 1948, Трофименко, 1969). Присутствие на западной Чукотке еще одного вида *N. pungitius* (Атрашкевич, Орловская, 1986) укрепляет сомнения в единообразии фауны неоэхиноринхов, встречающихся на территории России, и подчеркивает необходимость новых исследований таксономии рода в нашей стране. Их осуществлению благоприятствуют накопление богатой коллекции скребней р. *Neoechinorhynchus* от рыб северо-востока Азии, хранящейся в лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН, а также наличие материалов по этой группе из разных районов севера Азии в Гельминтологическом Музее Центра Паразитологии ИПЭЭ РАН.

Несмотря на обилие неоэхиноринхов в азиатской Субарктике, их экология не была предметом целенаправленного изучения. Только на западной Чукотке были обнаружены беспозвоночные с личиночными формами скребней р. *Neoechinorhynchus* (Скрыбина, 1975; Атрашкевич, Орловская, 1986). Адаптации массовых видов этих червей, все фазы жизненного цикла которых связаны с холоднокровными животными, к условиям сурового климата остаются неизвестными. В тундровых биоценозах у скребней, имагинальная стадия которых развивается в птицах, в промежуточных хозяевах была выявлена низкая скорость ларвогенеза (Атрашкевич, 1981). С другой стороны, в отношении некоторых неоэхиноринхов известны факты, свидетельствующие о различных, в

том числе и высоких, скоростях их личиночного развития (Hopp, 1954; Walkey, 1967; Uglem, Larson, 1969; Uglem, 1972; Al-Sady, 2009). Имагинальные гемипопуляции одних видов скребней этой группы в условиях умеренного климата обнаруживают реакцию на сезонные изменения температуры (Moravec, 1984; Moravec, Scholz, 1994; Lasee, 1989), другие виды в сходных условиях демонстрируют отсутствие сезонной динамики в дефинитивных хозяевах (Muzzall, Bullock, 1978; Muzzall, 1980; Chubb, 1982). Однако имеющиеся сведения не дают понимания того, какие свойства червей определяют их сезонную биологию.

Таким образом, актуальность наших исследований обусловлена назревшей необходимостью пересмотреть таксономический состав представителей рода *Neoechinorhynchus* в отечественной фауне и получить представление о способах реализации жизненного цикла видов, приспособленных к существованию в условиях северо-востока Азии.

Цель и задачи работы. Цель проведенного исследования заключалась в инвентаризации и оценке таксономического разнообразия скребней рода *Neoechinorhynchus*, встречающихся у рыб северной Азии и выяснении на примере двух массовых видов (*N. beringianus* и *N. salmonis*) экологических особенностей, обеспечивающих им широкое распространение на северо-востоке Азии.

Для достижения цели было поставлено несколько задач:

- Исследовать морфологические признаки червей из разных географических районов северной Азии, и провести сравнение собранных морфометрических данных.
- Выяснить статус азиатских представителей видов *N. crassus* и *N. tumidus*, для чего изучить строение хоботковых крючьев у особей из разных географических популяций, а также собрать образцы для генетического анализа.
- Провести экспериментальные исследования личиночного развития скребней *N. beringianus* и *N. salmonis* в разных температурных условиях.
- Исследовать вариации возрастной динамики скребней имагинальной стадии развития в популяциях *N. beringianus* и *N. salmonis*.

Научная новизна. Впервые после работ В. Я. Трофименко (1969) и Е. С. Скрыбиной (1978, 1979) проведены исследования таксономии представителей рода *Neoechinorhynchus*. Их результаты показали, что ни один из двух видов (*N. rutili* и *N. crassus*), распространение которых признается повсеместным в азиатской Субарктике, на северо-востоке Азии не обитает. Представлен новый список из шести видов, один из которых описан в качестве нового.

Приведены данные о распространении в Палеарктике американских видов, ранее не отмечавшихся в России: обнаружено локальное присутствие *N. cylindratus* на востоке Чукотского полуострова и существенно расширен ареал вида *N. salmonis*, до этого известного только в Неарктике по находкам в

Британской Колумбии и Висконсине. Кроме того, впервые после описания В.А. Ройтманом в 1961 г. вида *N. simansularis* сделаны новые находки этого скребня и получено представление об ареале его распространения.

Впервые в личиночном развитии скребней рода *Neoechinorhynchus* выявлены температурные адаптации, определяющие диапазон благоприятных для развития термических условий. Описаны явления, до сих пор не обнаруживавшиеся в биологии скребней: показано адаптивное сокращение размеров особей имагинальной стадии у скребня *N. salmonis* в связи с обитанием в условиях экстремально холодного климата; отмечено созревание в промежуточных хозяевах мужских особей скребня *N. beringianus*.

Теоретическая и практическая значимость работы. Проведенные исследования корректируют представления о видовом разнообразии рода *Neoechinorhynchus* в России и вносят вклад в понимание взаимодействия паразитических организмов и среды обитания. Результаты таксономического анализа и особенностей популяционной биологии неозехиноринхов могут быть использованы в курсах лекций по паразитологии и общей биологии. Полученные таксономические данные могут быть применены для идентификации видов скребней, распространенных в северо-восточной Азии.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Таксономическое разнообразие рода *Neoechinorhynchus* не соответствует устоявшимся в России взглядам. На северо-востоке Азии род *Neoechinorhynchus* представлен шестью видами, причем в их число не входят виды *N. rutili* и *N. crassus*, распространение которых на этой территории было установлено ранее.

2. В экологических свойствах массово встречающихся на Северо-Востоке видов *N. beringianus* и *N. salmonis* проявляются разные варианты адаптации к климатическим условиям Субарктики. Вид *N. beringianus* приспособлен к широкому диапазону температур, включая отрицательные, что обеспечивает его выживание в разнообразных биотопах высоких и умеренных широт. Для *N. salmonis* благоприятными являются условия умеренного климата, однако, способность к быстрому развитию имагинальной стадии при сокращении размеров тела в экстремально холодном климате также позволила виду освоить обширные территории на севере Азии.

Апробация работы. Материалы по теме диссертации были доложены на межрегиональных научных конференциях: «Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири» (Томск, 1996), и «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке» (Новосибирск, 2002, 2005), на всероссийских научных конференциях: «Взаимоотношения паразита и хозяина» (Москва, 1998), «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2013) и «Паразитология в изменяющемся мире» (Новосибирск, 2013), на международных научных конференциях: «Проблемы современной паразитологии» (Санкт-Петербург, 2003), «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов» (Москва, 2006), «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных биоценозов»

(Москва, 2008), «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, 2010), «Разнообразие почв и биоты северной и центральной Азии» (Улан-Удэ, 2011), «Современные проблемы общей паразитологии» (Москва, 2012) и 15-й конференции украинского научного общества паразитологов (Черновцы, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 работ, 5 из них в рецензируемых изданиях.

Личный вклад. В период 1989–2014 гг. силами соискателя был собран материал от дефинитивных и промежуточных хозяев скребней на западной Чукотке, на побережье Охотского моря и в центральных районах Магаданской области; изучен коллекционный материал в Гельминтологическом Музее ИПЭЭ РАН; организованы и проведены экспериментальные работы.

Структура и объем диссертации. Рукопись состоит из шести разделов: введения, четырех глав и выводов, изложенных на 186 страницах. Работа содержит 34 таблицы и проиллюстрирована 36 рисунками.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научному руководителю к.б.н. Г.И. Атрашкевичу за многолетние консультации и поддержку; искреннюю благодарность за предоставление возможности изучить материал из отдаленных географических районов коллегам из ИБПС ДВО РАН д.б.н. Д.И. Берману, С.И. Грунину, Д. В. Лебедеву, д.б.н. А.Н. Лейрих, к.б.н. К.В. Регель, а также к.б.н. Д.Р. Балдановой (ИОЭБ СО РАН), д.б.н. Г.Н. Доровских и к.б.н. В.Г. Степанову (Сыктывкарский Госуниверситет), к.б.н. О.И. Лисицыной (Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины), д.б.н. В.К. Митеневу (ПИНРО), к.б.н. В.А. Однокурцеву (ИБПК СО РАН), В.В. Поспехову (МагаданНИРО), к.б.н. С.Г. Соколову (ИПЭЭ РАН), к.б.н. Хохловой Ю.Е. и к.б.н. Хохлову Ю.Н. (ЧукотТИНРО), М.Б. Шедько (БПИ ДВО РАН); к.б.н. Л.М. Семеновой (ИБВВ РАН) и д.б.н. Е.И. Шорникову (ИБМ ДВО РАН) – за профессиональную помощь в определении остракод; д.б.н. В.П. Никишину (ИБПС ДВО РАН) – за ценные рекомендации и практическое содействие.

Исследования на отдельных этапах были поддержаны грантами Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 04-3-Е-06-013; 06-1-Р11-036; 09-04-98523-р_восток_a; 11-04-98545-р_восток_a; 12-III-Д-06-020; 12-04-00043; 13-04-10000).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе рассмотрены история изучения фауны рода *Neoechinorhynchus* в России и состояние современных представлений о его таксономическом составе; представлены имеющиеся сведения о круге хозяев и проявлениях сезонности в жизненных циклах неозехиноринхов, обитающих в Евразии и Северной Америке.

Глава 2. Материалы и методы

Материалами, использованными при выполнении работы, послужили коллекции Гельминтологического Музея Центра паразитологии ИПЭЭ РАН и

журналы вскрытий СГЭ, коллекционные сборы лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН, собственные сборы и сборы, предоставленные коллегами. Местонахождения пунктов сбора показаны на картосхеме (рис. 1).

1. В Гельминтологическом Музее были изучены препараты скребней и спиртовой материал из оз. Балхаш, р. Колыма (г. Среднеколымск, пос. Кульдино), р. Пелядка (Усть-Енисейский р-н), р. Анадырь, р. Обь (поселки Находка и Ямбура), рек Хор, Иска (Хабаровский край), р. Березовка (Елизовский р-н Камчатской обл.), а также журналы вскрытий Амурской (314) СГЭ. Названия материалов приведены по соответствующим этикеткам.

2. Сборы скребней, хранящиеся в лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВО РАН, были сделаны на севере Якутии в низовье р. Колыма, на Западной Чукотке (о. Айон, р. Чаун и озера ее бассейна), на Восточной Чукотке (р. Амгуэма, ряд озер в ее бассейне, р. Хатырка, два безымянных ледниковых озера в юго-восточной части Чукотского п-ва), на востоке Камчатской обл. (оз. Кроноцкое), в центральных и южных районах Магаданской обл. (озера Мак-Мак, Хадды, Хэл-Деги, Чистое, реки Колыма, Буюнда).

3. Собственные сборы скребней сделаны в 1989–2014 гг. Черви были извлечены из свежевыловленных рыб, пойманных на Западной Чукотке в низовье р. Чаун (оз. Моховое, два пойменных озера, именуемых в тексте Заповедное и Геково, русло р. Чаун), в центральных районах Магаданской обл. (озера Синее, Лыдистое, Энгтери, Хадды, Черное, Эликчанские, ряд безымянных озер в бассейнах рр. Кулу, Хатыннах, Буюнда) и вблизи от северного побережья Охотского моря (озера Чистое, Глухое, Соленое, реки Кава и Тауй, ряд мелких водоемов в нижнем течении рек Тауй, Яна, Армань и Малкачан). Кроме того, часть червей была получена из замороженного или фиксированного материала (кишечники рыб и целые мелкие рыбы), который был добыт на Восточной Чукотке (озера Майниц, Гытгыкай, Рыбное (Тытыль), р. Автоткууль, р. Анадырь у пос. Марково), в центральных районах Магаданской обл. (озера Мак-Мак, Нярка), в ручье вблизи г. Корсаков (юг Сахалинской обл.).

4. Материал из личных коллекций, полученный для исследования, был предоставлен к.б.н. О. И. Лисицыной (Ин-т зоологии им. Шмальгаузена НАН Украины) из Закарпатья (р. Ломница, хоз. Осмолода), д.б.н. В. К. Митеневым (ПИНРО) с Кольского п-ова из рек Тулома и Кола, к.б.н. Б.Е. Казаковым (ИПА РАН) из Ловозера (Кольский п-ов), д.б.н. Г. Н. Доровских и к.б.н. В. Г. Степановым (Сыктывкарский Госуниверситет) из р. Мал. Сыня (бассейн р. Печора), к.б.н. В. А. Однокурцевым (ИБПК СО РАН) из рек Лена, Яна, Индигирка, Колыма, В. В. Поспеховым (МагНИРО) из оз. Чукча и рек Гижига, Тауй, Кава, к.б.н. С. Г. Соколовым (ИПА РАН) из р. Утхолок (северо-запад п-ва Камчатка) и оз. Сладкое (север о. Сахалин), М. Б. Шедько (БПИ ДВО РАН) из р. Арсеньевка (бассейн р. Усури) и водоемов в окрестностях г. Владивосток.

Таксономическому исследованию с получением морфометрических данных было подвергнуто 906 скребней. Изучение темпов роста и созревания было проведено отдельно: при помощи микроскопа была измерена длина тела и

определена стадия зрелости каждого скребня. Таким образом было обработано 7634 экземпляра. Величина, указанная как длина тела скребня, не включает в себя длину наружной части пресомы.

Виды промежуточных хозяев и степень их зараженности были исследованы в пробах бентоса и планктона, взятых из тех же местообитаний, где произведены собственные сборы скребней. В качестве орудий лова использованы специально изготовленные драги и сачки из мелкоячеистого мельничного газа. Из проб собранных в озерах Заповедное и Геково было вскрыто 50800 остракод, в оз. Моховое – 8100 остракод, в оз. Черное – 3275 остракод, из других водоемов, расположенных в центральных районах Магаданской области – 5367 остракод, из водоемов, расположенных на побережье Охотского моря – 16168 остракод.

За период 1989–2013 гг. было проведено несколько серий экспериментов, в которых получены данные о влиянии температуры на развитие скребней *N. beringianus* и *N. salmonis* в промежуточных хозяевах. Всего было проделано 54 заражения остракод. В каждом отдельном заражении использовалось от 100 до 150 заведомо незараженных остракод, которые после выдерживания их в емкостях с яйцами скребней, пересаживались в контейнеры с чистой водой. Опыты были проведены при температурах воздуха на Чаунском стационаре ИБПС ДВО РАН и в камерах с контролируемой температурой, сконструированных в мастерских ИБПС ДВО РАН.

Для измерения температуры воздуха и воды в начальный период работы применялись стандартные приборы, используемые в системе Гидрометеослужбы (термометры и термографы), в дальнейшем – самописцы ibdl-R.

В работе были использованы стандартные методики. После вскрытия рыбы скребни извлекались из содержимого кишечника методом смывов. Расправившиеся в воде черви помещались в раствор 70% этилового спирта. Для изготовления тотальных препаратов скребней применялся глицерин. Изучение строения хоботковых крючьев и их корней проводилось на обработанных пепсином объектах. Микроскопические исследования проведены с использованием световых микроскопов МБС-10 и Carl Zeiss AMPLIVAL. Рисунки сделаны при помощи рисовального аппарата, микрофотографии получены при помощи микроскопа CX41 с фотонасадкой Canon Powershot A95 и микроскопа Carl Zeiss Axiolab Imager. D1.

Для количественной характеристики инвазии скребней в популяциях рыб использованы общепринятые показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ). Для описания степени половой зрелости имагинальной стадии червей выделены следующие категории: ювенильный самец без спермы, зрелый самец, семенной пузырек которого содержит сперму, ювенильная самка с цельным яичником или зародышевыми шарами, взрослая самка с развивающимися эмбрионами, зрелая самка, имеющая полностью сформированные яйца.

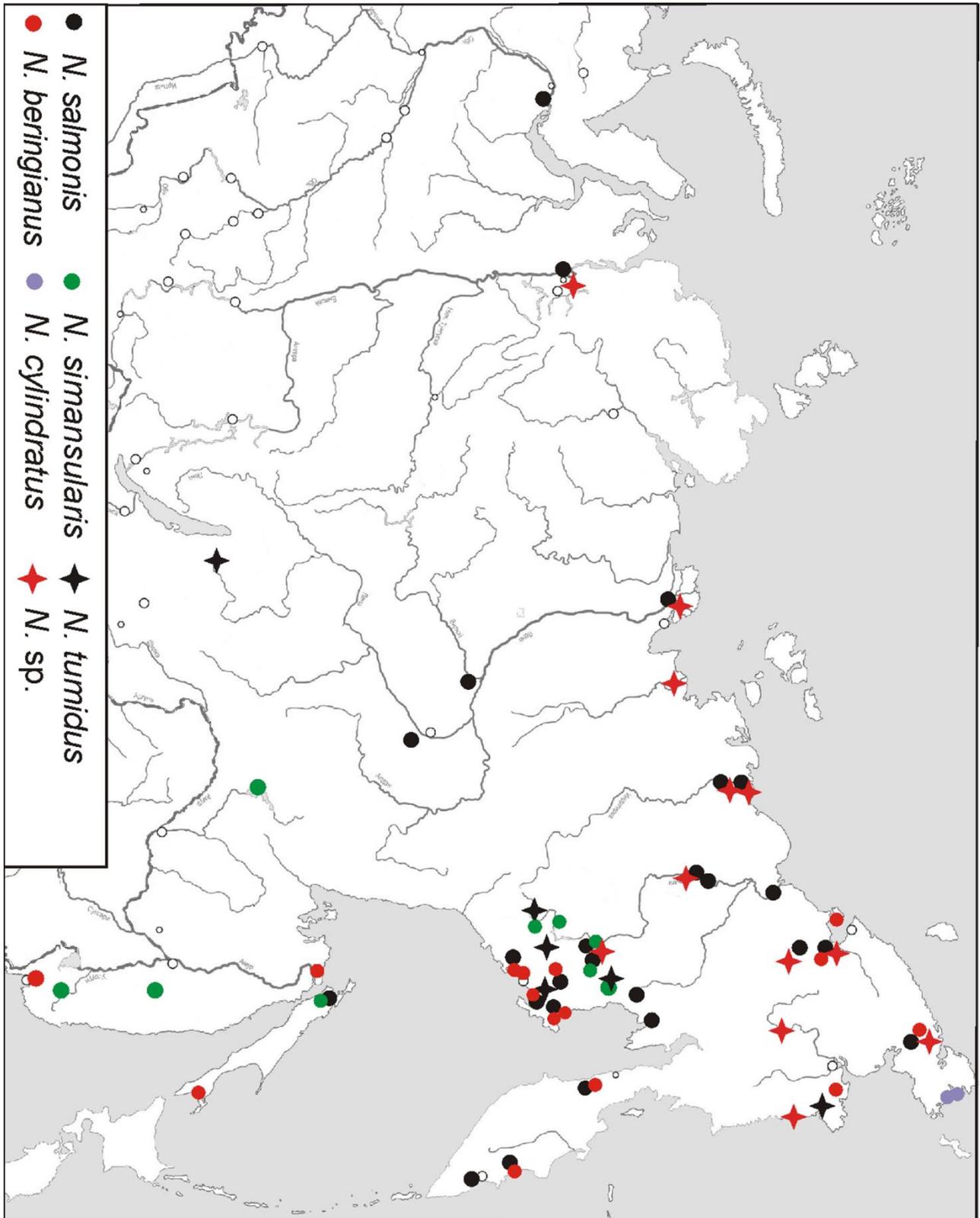


Рисунок 1. Установленные на севере Азии местообитания видов р. *Neoechinorhynchus*.
 Примечание: обозначение *N. sp.* относится к форме червей, крючья которых имеют корни с передними выростами

Глава 3. Таксономическое разнообразие рода *Neoechinorhynchus* Stiles et Hassall, 1905 на северо-востоке Азии

Результаты наших таксономических исследований неозехиноринхов, распространенных на северо-востоке Азии, показали, что в их состав входят 6 видов: *N. salmonis* Ching, 1984, *N. beringianus* Mikhailova, Atrashkevich, 2008, *N. simansularis* Roytman, 1961, *N. cylindratus* Van Cleave, 1919, *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 и *N. sp.* Данные, полученные из многих географических пунктов (см. рис. 1), позволяют утверждать, что в этой части Азии вид *N. rutili* Müller, 1780 отсутствует. Первые четыре вида в приведенном списке имеют сходный с *N. rutili* характер вооружения, и каждый из них в разное время был отмечен как *N. rutili* (Скрябина, 1978а, 1979; Рудминайтене, Рудминайтис, 1979; Жуков, 1963).

Изучение коллекционных материалов лаборатории экологии гельминтов (ИБПС ДВО РАН) и Гельминтологического Музея показало, что в них как *N. rutili* значится массово встречающийся на севере Азии вид *N. salmonis* (Михайлова и др., 2004; Михайлова, 2010). Общими для *N. salmonis* и *N. rutili* признаками являются цилиндрическая форма тела и соотношение размеров хоботковых крючьев: от апикального к базальному ряду их величина уменьшается постепенно. Различаются они формой хоботка, который у *N. rutili* сужается к области шейки, а у *N. salmonis* пресома имеет цилиндрическую форму, а также формой и размерами зрелых яиц. Характеристика полностью сформированных яиц служит наиболее надежным признаком для идентификации *N. salmonis*, поскольку яйца этого вида имеют расширение наружной оболочки в области экватора, а длина их в 1,5 раза меньше, чем у *N. rutili* (рис. 2).

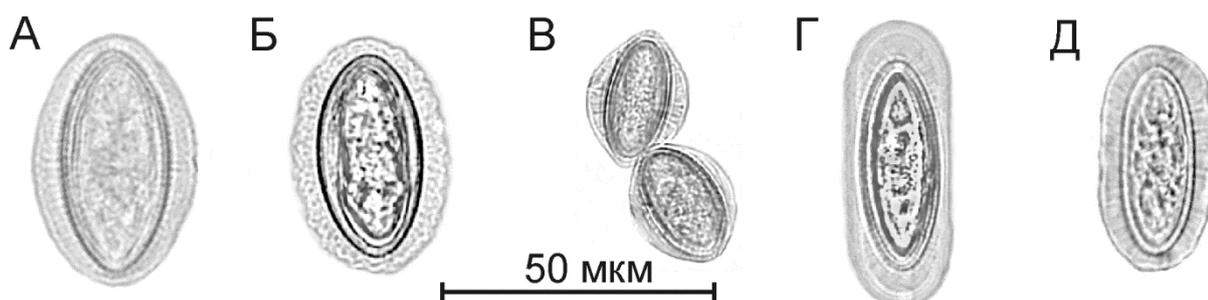


Рисунок 2. Зрелые яйца: А, Б – *N. rutili* (Кольский п-ов); В – *N. salmonis*; Г – *N. simansularis*; Д – *N. beringianus*

Согласно заключению автора описания этого вида, в Северной Америке паразит характерен для лососевидных рыб (Ching, 1984). В азиатской части ареала также наиболее частыми хозяевами скребню служат представители семейств Лососевых, Сиговых и Хариусовых. Для субарктических районов Азии от низовьев Оби до Чукотки *N. salmonis* можно считать фоновым видом, который встречается как в реках, так и в озерах (Михайлова и др., 2004; Поспехов и др., 2010; Поспехов, 2013). Но поскольку промежуточным хозяином служит только вид плавающих остракод *Cypria kolyomensis* Akatova, 1975,

наиболее благоприятные условия для существования многолетних очагов инвазии складываются в озерах, где популяции паразита достигают высокой численности. Таким образом, многие находки *N. rutili*, указанные для северных районов Сибири и Чукотки, очевидно, следует отнести к *N. salmonis*.

Скребень *N. beringianus*, паразитарная система которого тесно связана с малыми колюшками рода *Pungitius*, так же как *N. rutili* имеет хоботковые крючья, последовательно уменьшающиеся в рядах. В отличие от *N. rutili* он относится к наиболее мелким видам, длина тела которых не достигает 4 мм. В течение некоторого времени вид был известен в России как *N. pungitius* (Атрашкевич, Орловская, 1986; Атрашкевич, Михайлова, 2006). Наши исследования морфологии и экологии червей этого вида, проведенные по материалам из разных географических популяций (см. рис. 1), послужили основанием для описания их в качестве нового вида (Mikhailova, Atrashkevich, 2008). Размеры тела скребней и особенности его формы, указанные в описании, его пропорции, а также размеры органов половой системы и яиц сходны во всех изученных популяциях, но при этом размеры хоботка и апикальных крючьев у особей из самых северных популяций существенно меньше, чем у червей из водоемов охотского побережья. По размерным характеристикам хоботка и его вооружения *N. pungitius* близок только представителям северных популяций *N. beringianus*, но значительные различия в строении яиц этих видов служит основой для их разграничения. *N. beringianus* обладает широким экологическим спектром. Кроме основного хозяина, девятииглой колюшки, скребень найден еще в 13 видах рыб, обитающих совместно с колюшками. В качестве промежуточных хозяев он использует многие виды остракод: кроме найденного на Чукотке рака *Candona hamworthi* (Атрашкевич, Орловская, 1986) в Магаданской области нами выявлены еще несколько видов: *C. acuminata* (Fisch. 1851), *C. candida* (O.F.Müller, 1776), *C. hartwigi* (G.W.Müller, 1900), *C. levanderi* (Hirschmann, 1912), *C. stagnalis* G.O.Sars, 1890. Личиночные формы скребня способны переносить замораживание и существенно ускорять свое развитие при повышении температуры до 20° С. Эти свойства позволяют виду осваивать весь диапазон природных условий востока нашей страны, от арктического климата крайнего севера до умеренного муссонного климата Приморья.

Положение вида *N. simansularis* до сих пор остается спорным и нуждается в выяснении (Пугачев, 2004). Е.С. Скрыбина (1979) не признала видовой статус этого скребня и включила в синонимы *N. rutili*, тогда как О. Amin (2002) подтвердил его валидность, указав на характерную особенность хоботкового вооружения, отраженную в названии вида. В отличие от *N. rutili* крючья *N. simansularis* в медианном и базальном рядах близки по размеру. Этот признак был обнаружен нами у скребней, собранных в нескольких местообитаниях в бассейне Верхней Колымы. Кроме особей, описанных В.А. Ройтманом (1961) из верховьев р. Зеи, такой же характер вооружения имеют некоторые из исследованных нами скребней, обитающих в бассейне Амура (р. Хор) и на Сахалине. Скребни из всех перечисленных районов во всех рядах имеют

сходные по величине крючья, размеры и форма тела взрослых самцов и самок во всех популяциях совпадают. Строение яиц *N. simansularis* не было известно, поскольку вид был описан по неполовозрелым экземплярам. В изученных нами выборках из р. Хор, оз. Сладкое (Сахалин) и нескольких местообитаний в колымском бассейне присутствовали зрелые самки с полностью сформированными яйцами. Форма и величина яиц единообразны во всех упомянутых популяциях и при этом заметно отличаются от яиц скребней *N. rutili*, обитающих в Европе (см. рис. 2). Сборы *N. simansularis* в р.Хор проведены в течение летних сезонов 1959-1960 гг. участниками 314 Амурской СГЭ. По данным вскрытия ЭИ голянов в этой реке составляла 53 % при ИИ 1–45 экз., а ленка 43 % и 1–106 экз. соответственно, что свидетельствует о высокой численности скребней в этой популяции. Для популяций *N. simansularis*, обитающих в колымском бассейне, характерен низкий уровень зараженности как промежуточных, так и окончательных хозяев. Среди остракод, обнаруженных в небольшой старице, только один вид *Candona protzi* Hartwig, 1898 был заражен скребнем, ЭИ этих раков составляла 0,8–1,1 %. В этой же старице, населенной только озерными голянами *Phoxinus phoxinus* Pallas, с 1994 по 2009 г. в рыбах постоянно наблюдалась инвазия, но межгодовые колебания ее экстенсивности были значительны (1–46 %), а ИИ не превышала 17 экз. В колымских популяциях в кишечнике рыб взрослые самки часто присутствуют в единственном экземпляре и, таким образом, не участвуют в размножении. Эти факты с очевидностью свидетельствуют о нестабильности системы и характеризуют субарктические местообитания как окраину ареала распространения *N. simansularis*.

Размерные характеристики хоботковых крючьев *N. cylindratus* и *N. rutili*, указанные в определителях, совпадают (Van Cleave, Lynch, 1950; Arai, 1989), отличия заключаются в пропорциях тела и расположении полового отверстия у самок (Amin, 2002). Скребни *N. cylindratus*, найденные на Чукотке, так же, как особи из американских популяций, имеют тонкое цилиндрическое тело с небольшим расширением в верхней части и одинаковые по форме и пропорциям хоботки. Хоботковые крючья всех рядов сходны по размеру, хотя длина тела взрослых скребней с Чукотки значительно меньше. Разница в величине тела может быть объяснена на основании результатов, полученных при исследовании процессов роста и созревания у червей этого вида в Висконсине. По данным Амина и Виньери (Amin, Vignieri, 1986) созревание яиц происходит у самок *N. cylindratus*, достигших длины около 3 мм, затем начинается основной рост, и длина их тела увеличивается в 4–5 раз. В нашей выборке червей из чукотской популяции зрелые яйца содержали самки длиной 2,4–3,6 мм. Таким образом, можно предполагать, что условия существования на Чукотке не достаточно благоприятны для продолжения роста имагинальных форм, вследствие чего черви не достигают дефинитивных размеров. Скребень *N. cylindratus*, будучи наиболее распространенным видом неоэхиноринхов в Северной Америке, в Азии обнаружен только у *Dallia pectoralis* Bean, 1880 и кроме двух

местообитаний пока нигде более не отмечен (см. рис. 1). Имея ограниченный ареал на востоке Чукотского полуострова, берингийская даллия, по всей видимости, определяет и локальное распространение паразита.

Впервые виды *N. crassus* и *N. tumidus*, имеющие сходные по длине крючья в апикальном и медианном рядах, найдены и описаны в Северной Америке. В состав отечественной фауны был включен сначала *N. crassus* (Бауер, 1953), затем *N. tumidus* (Петроченко, 1956). Отношение к статусу этих видов в России изменилось после ревизии Е.С. Скрыбиной (1978), результатом которой стало признание *N. tumidus* синонимом *N. crassus* и, таким образом, возникло противоречие с положением видов в Америке, где их валидность несомненна (Amin, 2002). Основываясь на приуроченности этих видов к разным систематическим группам хозяев в Неарктике и Палеарктике, О.Н. Бауер (1990) предположил, что его первоначальное определение скребней как *N. crassus* было ошибочным, и на севере России распространен *N. tumidus*. Однако ввиду отсутствия новых аргументов неясность сохранилась (Пугачев, 2004). Изучение генетических свойств форм, представляющих на северо-востоке Азии обсуждаемые виды, выявило необходимые для решения задачи факты. По полученным данным все азиатские образцы неоэхиноринхов имеют существенные расхождения на участке субъединицы 18S ядерной рРНК с представителями американских популяций *N. crassus* (Malarchuk et al, 2014), что позволяет сделать вывод об отсутствии этого вида на северо-востоке Азии.

Однако не все азиатские формы, имеющие морфологическое сходство с *N. tumidus*, могут быть отнесены к этому виду. На консервативном участке генома у этих форм выявлена идентичность последовательностей, но в их митохондриальной ДНК на участке гена первой субъединицы цитохром-с-оксидазы *cox 1* обнаружена дивергенция 9,5 %. Хотя такое расхождение не достигает межвидового уровня, оно проявилось у образцов, имеющих различие в анатомическом строении крючьев, описанное В. Я. Трофименко (1969). Он исследовал скребней, собранных в субарктической части Азии, и к виду *N. tumidus* отнес червей с небольшими закругленными корневыми пластинками при длинных хоботковых крючьях двух верхних рядов. Червей с такими же крючьями, но с корнями большего размера, снабженными передними выростами, он определил в состав вида *N. crassus*. Проведя собственные морфологические исследования, мы также установили существование форм скребней с различающимися корневыми пластинками (Михайлова, 2010) (рис. 3) и полагаем, что они занимают отдельные экологические ниши. Скребни с корнями без передних выростов, за которыми мы вслед за В. Я. Трофименко сохраняем название *N. tumidus*, встречаются в ряде ледниковых озер Охотско-Колымского края и паразитируют на жилых формах арктического гольца, ЭИ которых достигает 90 %. При этом в некоторых озерах остракоды отсутствуют, что является косвенным доказательством использования этой формой скребней

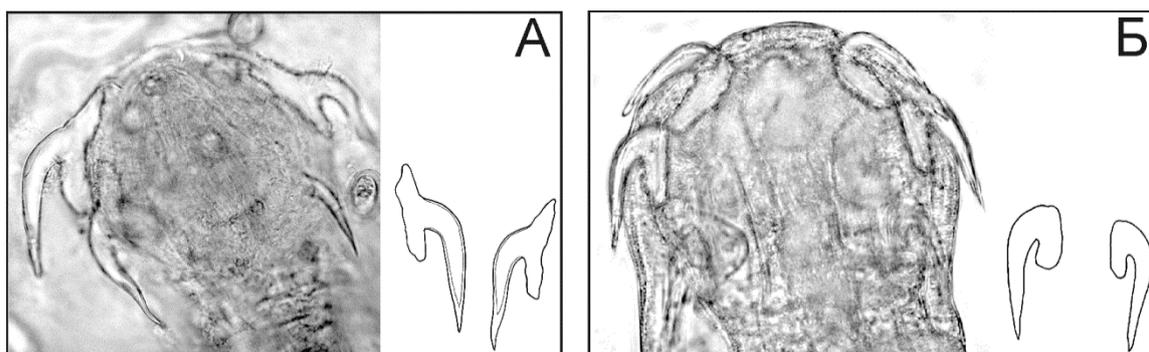


Рисунок 3. Хоботок и крючья верхнего и среднего рядов азиатских форм:
А – *N. sp.*; Б – *N. tumidus*

иных промежуточных хозяев. Согласно нашим данным, в низовьях сибирских рек и в реках Чукотки (см. рис. 1) широко распространена вторая форма, отличающаяся строением корней, ее мы обозначили как *N. sp.* (*N. crassus sensu* Скрябина, 1978). Цистаканты этой формы скребней были найдены в остракодах *S. hamworthi* на Чукотке (Атрашкевич, Орловская, 1986), а также успешно развивались в других видах рода *Candona* в наших экспериментах. Исходя из сказанного, мы полагаем, что азиатские формы представляют собой близкородственные виды, критерии для разделения которых могут быть выработаны в ходе дальнейших исследований. Изучение генетических признаков американских особей *N. tumidus* позволило бы окончательно выяснить взаимоотношения обитающих по разные стороны Тихого океана морфологически сходных форм.

Глава 4. Экология скребней *N. beringianus* и *N. salmonis*

4.1. Термический режим среды обитания исследованных видов

В разделе проанализированы литературные данные о закономерностях формирования термических условий в водоемах Северо-Востока, приведены собственные и литературные сведения, иллюстрирующие температурный режим конкретных местообитаний. В течение теплого периода температура воды в мелких водоемах, глубиной 3–4 м, следует за температурой воздуха, превышая ее в июле на 1–2 °С: ее значения вблизи арктического побережья достигают 13–14 °С, на остальной территории 16–18 °С. Продолжительность и условия зимовки варьируют в узких пределах. До наиболее низких значений, порядка 1–2 °С, температура воды опускается в неглубоких тундровых водоемах.

4.2. Экспериментальные данные о постэмбриональном развитии *N. beringianus* и *N. salmonis* в промежуточных хозяевах

Во всех опытных сериях скребни *N. beringianus* показали отчетливую зависимость скорости личиночного развития от температурных условий, и при этом, как свидетельствуют данные, приведенные в таблице 1, оно с одинаковым

успехом завершалось при всех заданных температурах. Окончанием личиночного развития в эксперименте считалось достижение скребнем стадии цистаканта с инвагинированным хоботком.

Таблица 1

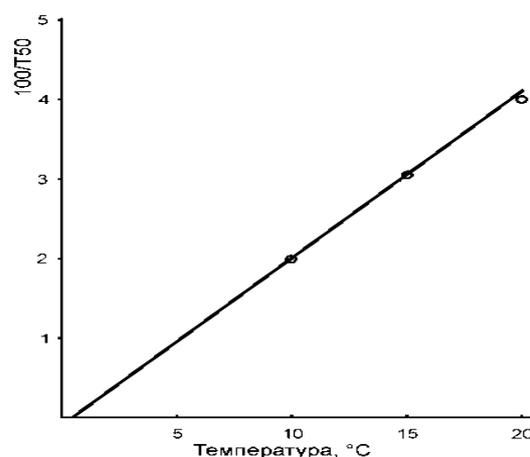
Общее количество личинок *N. beringianus*, выращенных в эксперименте при разных температурах, и доля цистакантов среди них

Возраст (сут)	10 °С		15 °С		20 °С	
	Количество	Доля	Количество	Доля	Количество	Доля
25	82	0			71	53,5 %
26–27			39	2,6 %		
32–33			75	50,7 %		
35–36			62	74,2 %		
50	145	49,7 %				

Для сравнения результатов отдельных опытов был использован метод определения скорости личиночного развития как величины, обратной продолжительности развития до стадии цистаканта 50% личинок в выборке (T50), описанный в работе Тоуксона и Холмса (Tokeson, Holmes, 1982). Близкие к T50 результаты, полученные в наших опытах, позволили установить линейный характер зависимости скорости развития *N. beringianus* в интервале температур 10–20 °С (рис. 4). В этом интервале скорость его личиночного развития возрастает вдвое, при этом результаты опытов, проведенных при температурах 22–24 °С, продемонстрировали, что дальнейшее повышение температуры уже не ведет к сокращению срока формирования цистакантов. Поскольку показано, что точка пересечения аппроксимирующей прямой с осью температур определяет нижнюю границу области толерантных температур (Винберг, 1987), то нижний порог ларвогенеза этого вида, видимо, находится в районе 1 °С.

Рисунок 4. Зависимость скорости развития *N. beringianus* до стадии цистаканта от температуры.

Кружками обозначены значения скорости развития, вычисленные по данным, приведенным в таблице 1. T50 – время (в сутках), требующееся для достижения стадии цистаканта половиной личинок в выборке.



В отличие от предыдущего вида скребень *N. salmonis* не обнаружил способности увеличивать скорость личиночного развития при повышении температуры. В наших экспериментах цистаканты сформировались только при температуре, близкой к 15 °С, при более высокой и более низкой температурах личиночное развитие затягивалось (табл. 2).

Таблица 2

Ход развития личинок скребня *N. salmonis* в различных температурных условиях (по данным собственных экспериментов и литературным)

Температура, °С	Возраст личинок (сут)		
	22–27	30–36	45–50
16,5 *		Поздняя акантелла	
14,8 *			Цистакант
14,0 *			Поздняя акантелла
19–22	Средняя акантелла		
12	Ранняя акантелла		Средняя акантелла
22	Средняя акантелла		Средняя акантелла
15	Средняя акантелла		Цистакант
По Merritt, Pratt, 1964			
15	Средняя акантелла	Поздняя акантелла	Цистакант

Примечание. Звездочкой обозначены средние значения температур за период развития, проходившего при колеблющихся температурах естественной среды

Следует отметить, что продолжительность развития *N. salmonis* при 15 °С до окончательной стадии по сравнению с *N. beringianus* занимает в полтора раза больше времени.

Результаты экспериментов с личиночным развитием, полученные для видов, имеющих перекрывающиеся ареалы на северо-востоке Азии, показали, что диапазоны температур, благоприятных для их ларвогенеза не одинаковы. Скребни *N. beringianus* в своем развитии проявили эвритермные свойства, а реакция на изменение температуры скребней *N. salmonis* оказалась характерной для stenothermных видов.

4.3. Реализация жизненных циклов скребней *N. beringianus* и *N. salmonis* в условиях северо-востока Азии

На северо-востоке Азии скребень *N. beringianus* повсеместно встречается в разнообразных биотопах, освоенных девятииглыми колюшками. Уровень его инвазии как в промежуточных, так и окончательных хозяевах может колебаться в широких пределах.

В самом северном местообитании (оз. Моховое, западная Чукотка) межгодовая изменчивость зараженности остракод обнаружила связь с ходом температур в летние сезоны 1989–1991 гг. Среднемесячные температуры воздуха в 1989 г. в течение всех летних месяцев были самыми низкими, и в августе ЭИ остракод составляла 3,4%. В двух следующих сезонах эти

температуры превышали среднемноголетние значения (в наибольшей степени в 1991г). В результате в 1990 г. величина ЭИ с 1,3 % в июле возросла до 22,4 % в августе, а в 1991 г. к августу достигла 36,8 %. По всей видимости, к увеличению показателя инвазии, которая обнаруживается по наличию цистакантов, приводит сокращение сроков развития личинок при потеплении. Зараженность колюшек в озере не достигает высокого уровня: ЭИ составляла 12–44 % при ИИ 1–16 экз.

В небольших приморских водоемах на Охотском побережье, инвазия в промежуточных хозяевах существует на постоянно низком уровне: их ЭИ в течение теплого периода колеблется в пределах 0,6–6,6%. При этом в отдельных водоемах локально образуются временные очаги с повышенной зараженностью, которая по нашим наблюдениям в разные годы варьирует от 0,5% до 23,2%. Так как многие из мелких водоемов зимой промерзают, колюшки их покидают, но личинки в остракодах сохраняют инвазионность и при замораживании, что было подтверждено экспериментально. Следствием миграций колюшек в сообщающихся водоемах является непостоянство взаимодействия популяций промежуточных и окончательных хозяев. Таким образом, в приморских местообитаниях зараженность дефинитивных хозяев подвержена большим колебаниям. В этих биотопах за период 1994–2009 гг. межгодовые изменения ЭИ колюшек происходили в пределах 5–57 %.

Примером очага с высоким уровнем инвазии является изолированное озеро Черное, расположенное на охотско-колымском водоразделе. Зараженность промежуточных хозяев на разных участках в озере составляет 16,3–98,8 %, в одном раке может находиться до 8 цистакантов. За период наблюдений 1999–2013 гг. ЭИ взрослых колюшек всегда была близка к 100 %, не опускаясь ниже 73 %, наибольшая ИИ одной рыбы составила 182 экз.

Постоянно высокий уровень инвазии в колюшках позволил проследить возрастную динамику скребней имагинальной стадии развития. Ледостав на озере продолжается с сентября по июнь. Измерения показали, что среднее значение температуры воды в этот период составляет 3 °С. В этих условиях происходит созревание большей части гемипопуляции: перед зимовкой доля зрелых особей составляла 85% среди самцов и 2% среди самок, а после зимовки соответственно 100% и 81%. О прекращении ее пополнения цистакантами во время зимовки свидетельствует полное отсутствие ювенильных особей.

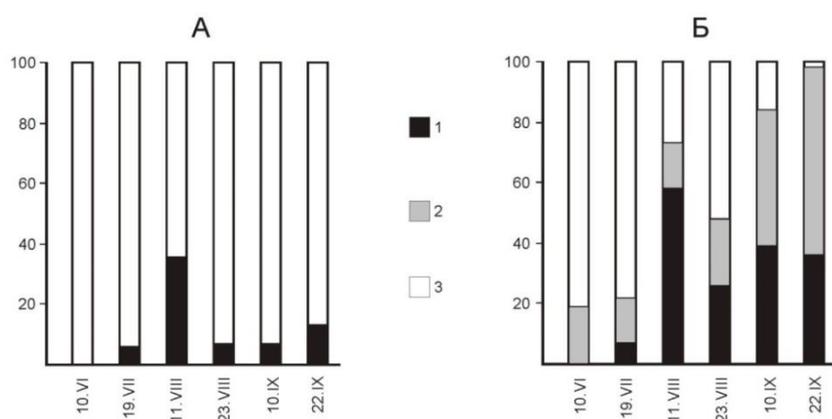


Рисунок 5. Динамика соотношения (в %) возрастных групп *N. beringianus* в оз. Черное на протяжении теплого периода (А – самцы, Б – самки).
1 – ювенильные особи;
2 – самки с эмбрионами;
3 – зрелые самцы и самки

Диаграммы на рисунках 5 и 6 демонстрируют изменения возрастного состава и размеров зрелых скребней в течение теплого периода. В начале июня перезимовавшая генерация состоит только из взрослых червей, средние размеры которых далеки от максимальных. До середины июля эти особи продолжают расти, затем наблюдается их убыль, заметная по уменьшению размеров тела скребней в августе (см. рис. 6). Одновременно происходит рост ювенильных скребней, в течение всего теплого периода пополняющих инвазию дефинитивных хозяев (см. рис. 5).

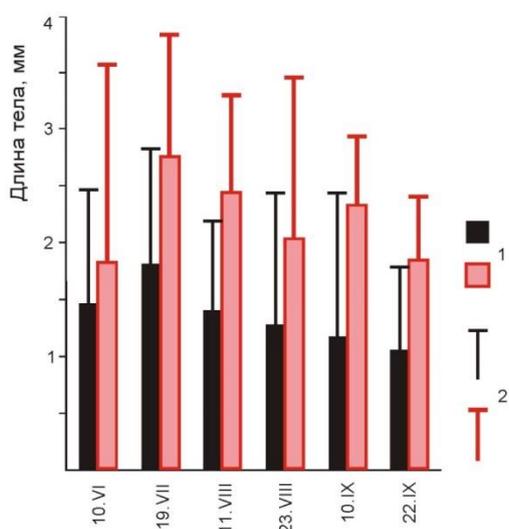


Рисунок 6. Изменения размеров зрелых скребней *N. beringianus* в оз. Черное в течение теплого периода (черной заливкой показаны самцы, красной – самки; 1 – среднее значение, 2 – максимальное значение длины тела червей в выборке)

О том, что часть этих особей успевает достичь зрелости, свидетельствует повторное увеличение доли и размеров зрелых червей к концу сезона (рис. 5, 6). Об убыли к началу зимовки особей этой генерации можно судить по падению количества зрелых самок до минимального уровня и уменьшению средних размеров червей обоего пола. Анализ изменений возрастного состава скребней в сеголетках колюшек и результаты эксперимента показали, что в теплый период самкам требуется более длительный срок для созревания (1–1,5 месяца), чем самцам, поэтому динамика развития самок более наглядно отражает сезонные процессы в гемипопуляции. Возрастную динамику в группах самцов *N. beringianus* маскирует как непродолжительность периода созревания, так и их созревание в остракодах. Нашими наблюдениями установлено, что в промежуточных хозяевах у скребней этого вида происходит развитие репродуктивной системы: у самок цельный яичник распадается на зародышевые шары (рис.7А), у самцов семенные пузырьки наполняются спермой (рис. 7 Б, В).

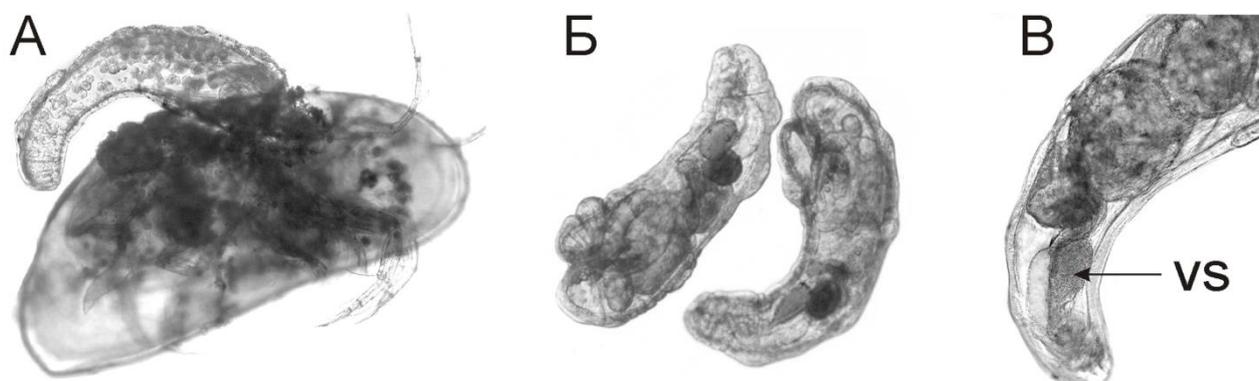
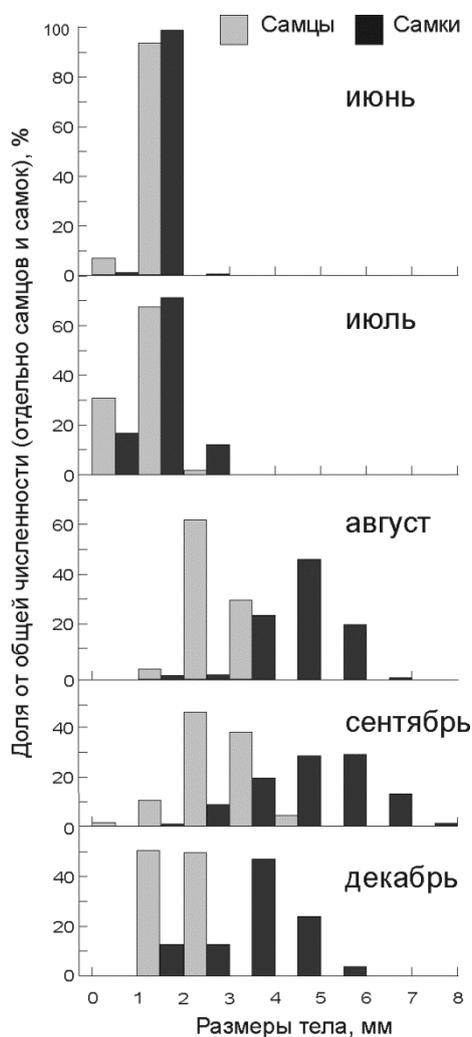


Рисунок 7. Цистаканты *N. beringianus*.

А – самка скребня с зародышевыми шарами и промежуточный хозяин; Б, В – зрелые самцы. VS – семенной пузырек, наполненный спермой

Сведения об экологии вида *N. salmonis*, полученные нами, подтверждают то, что он является тем массовым видом, характерным для планктоноядных хозяев, который был зарегистрирован как *N. rutili* в субарктических районах Азии многими авторами (Бауер, 1948; Трофименко, 1969). В водоемах Чукотки нами выявлен механизм массового заражения скребнем рыб-планктофагов,

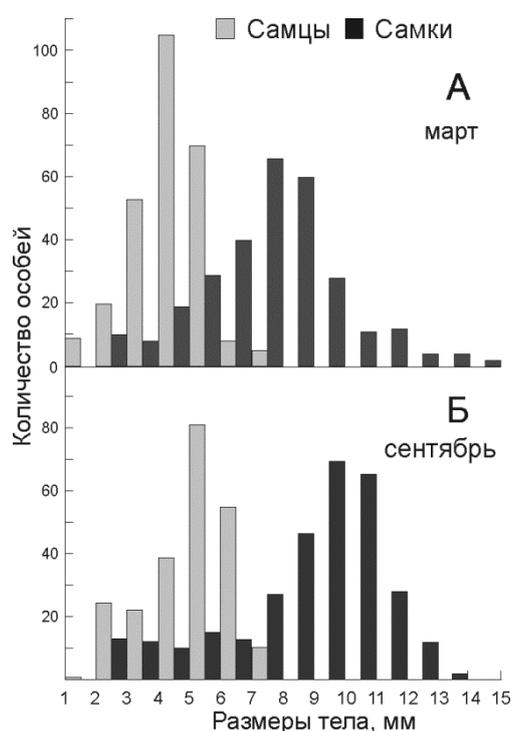


связанный с сезонным поведением плавающих остракод *Cypria kolymensis*. промежуточных хозяев скребня. В начале лета имеется период, когда эти остракоды скапливаются в верхнем слое воды и в больших количествах служат добычей рыб. Показатели инвазии раков в этих скоплениях заметно выше, чем их зараженность в другие периоды летнего сезона. В планктонных пробах, взятых в последней декаде июня, ЭИ остракод достигала 29,7 %, при этом ЭИ этих раков в донных пробах в среднем за 6-7 летних декад в 1989–1991 гг. составляла 0,8; 0,4 и 1,2 %. Как следствие, ИИ планктофагов достигает высоких значений (2–1283 у хариуса и 1–1225 экз. у ряпушки), в то же время бентоноядный чир заражен с интенсивностью 1–2 экз. Приобретение инвазии окончательными хозяевами в течение короткого периода обеспечивает синхронность дальнейшего развития скребней. Динамику этого процесса демонстрирует распределение по размерным классам особей, добытых из ряпушек в 1990 г. на Чукотке в оз. Заповедное (рис. 8).

Рисунок 8. Динамика роста скребней *N. salmonis* имагинальной стадии в течение сезона 1990г. в оз. Заповедное (западная Чукотка).

С конца июня, когда размер большей части скребней составлял 1–2 мм (рис. 8), до середины августа имагинальная стадия червей проходит развитие от ювенильной до зрелой особи. Самки становятся зрелыми уже при длине 3 мм. После созревания паразитов в оставшуюся часть теплого периода происходит основной рост их тела. В середине сентября в выборке присутствовали скребни максимальных размеров: самцы, длиной 4–5 мм, и самки, длиной 7–8 мм (рис. 8). По мере развития гемипопуляции происходит характерное изменение соотношения самцов и самок: от 1:1 в июне и июле до 1:3, начиная с августа, и свидетельствует о том, что уже в августе начинается отторжение скребней. В начале декабря наиболее крупные особи уже отсутствовали (рис. 8), большую часть выборки составляли зрелые особи: 96 % среди самцов и 90 % среди самок.

К июню следующего, 1991 года, они также покинули кишечник хозяев, и новая инвазия была представлена только ювенильными червями. Обстоятельства, вынуждающие скребней имагинальной стадии завершать развитие в короткие сроки, приводят к образованию формы, отличающейся мелкими размерами тела. Эта форма широко распространена в наиболее северных местообитаниях. Во всех исследованных нами материалах с Чукотки, а также из низовьев Колымы, Лены, Енисея и Оби (см. рис. 1) длина зрелых самок не достигает 7, а самцов 4 мм. Южнее, вблизи от охотского побережья, максимальный размер червей увеличивается до 11 мм у самок и 6 мм у самцов, и созревание самок происходит при большей величине тела (не менее 4 мм). Наибольшими размерами обладает



форма *N. salmonis* из оз. Татса (Канада), которая послужила Чинг (Ching, 1984) материалом для описания вида. Скребни с такими же характеристиками обнаружены нами в оз. Кроноцкое. В обоих местообитаниях величина самок достигает 15, а самцов 8 мм; ювенильные самки имеют размеры 2–4 мм, а их созревание происходит при достижении длины 6 мм. Хотя выборка червей из Кроноцкого сделана в конце зимовки (Рис. 9 А), а из оз. Татса в конце теплого периода (Рис. 9 Б), их возрастной состав в обеих популяциях совпадает. Доля зрелых особей среди самцов соответственно составляет

Рисунок 9. Размеры тела скребней *N. salmonis* в популяциях: А – из оз. Кроноцкое; Б – из оз. Татса (Британская Колумбия – по Ching, 1984).

89 % и 80 %, а взрослых самок с эмбрионами и яйцами – 94 и 92 %, преобладающие размерные классы среди самцов составляют 39 и 35 %, среди самок 43 % в обоих случаях. Показатели численности высоки в обоих озерах: в Кроноцком ЭИ нерки составляла 95 %, среднее значение ИИ 58 экз., в оз. Татса соответственно 98 % и 53 экз. Очевидно, что продолжительность жизни червей в этих популяциях не ограничивается сезонными рамками и поддерживается постоянное равновесие между поступлением паразитов и их смертностью. В больших глубоких озерах, расположенных в умеренном климатическом поясе, где обитает наиболее крупная форма *N. salmonis*, термический режим отличается небольшими сезонными колебаниями в пределах 10 °С. В оз. Кроноцкое температура эпилимниона не превышает 13 °С (Бугаев, Кириченко, 2008), при этом ледостав на 2 месяца короче, чем на озерах в субарктическом поясе. Эти условия не вызывают сезонных изменений в популяции *N. salmonis* и могут быть признаны наиболее благоприятными для его существования.

ВЫВОДЫ

1. На северо-востоке Азии обнаружены шесть видов скребней рода *Neoechinorhynchus*: *N. salmonis* Ching, 1984, *N. beringianus* Mikhailova, Atrashkevich, 2008, *N. simansularis* Roytman, 1961, *N. cylindratus* Van Cleave, 1919, *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 и *N. sp.* (*N. crassus* sensu Скрябина, 1978). Составлен ключ для определения этих видов.
2. Вид, ранее известный в России как *N. pungitius*, описан в качестве нового вида *N. beringianus*.
3. Распространение на северо-востоке Азии типового вида *N. rutili* не установлено. Очевидно, что находки *N. rutili* в азиатской Субарктике, описанные в литературе, относятся к массовому виду *N. salmonis*.
4. Вопреки устоявшимся в России взглядам можно утверждать, что *N. crassus* не встречается в Азии. Обе распространенные на северо-востоке Азии формы, ранее отнесенные к этому виду, обладают морфологическим сходством с *N. tumidus* и генетически близки друг другу, но к американскому виду *N. crassus* не принадлежат. Хотя различие этих форм по генетическим маркерам не достигает межвидового уровня, есть основания считать их отдельными видами, поскольку они имеют существенные морфологические отличия и, предположительно, используют разных промежуточных хозяев.
5. Установлено, что виды *N. beringianus* и *N. salmonis* обладают разными температурными адаптациями. В интервале 10–20 °С скорость личиночного развития *N. beringianus* прямо пропорциональна температуре и возрастает вдвое, тогда как темп развития личинок *N. salmonis* в этом диапазоне не увеличивается. При температуре 15 °С скорость личиночного развития *N. salmonis* в 1,5 раза ниже, чем у *N. beringianus*.
6. На Северо-Востоке в дополнение к одному известному выявлено еще пять видов промежуточных хозяев скребня *N. beringianus*, остракод *Candona acuminata*, *C. candida*, *C. hartwigi*, *C. levanderi*, *C. stagnalis*. Обнаружение полового созревания самцов этого вида в промежуточных хозяевах является первой регистрацией этого явления у акантоцефалов.
7. Показана сезонность в ходе развития имагинальной гемипопуляции скребней *N. beringianus*. В условиях субарктического климата образуются две генерации. Одна из них имеет продолжительный срок развития, поскольку ее созревание приходится на длительную зимовку при низких температурах. Другая, дополнительная, проходит весь цикл развития в течение летнего сезона.
8. Скребень *N. salmonis* в качестве промежуточных хозяев на Северо-Востоке Азии использует единственный вид остракод *Cypria kolyomensis*. Сезонное поведение этих раков в арктических

местообитаниях обеспечивает единовременное массовое заражение окончательных хозяев.

9. В арктических местообитаниях *N. salmonis* сезонные колебания возрастной структуры имагинальной гемипопуляции имеют наиболее выраженный характер: заражение происходит в начале теплого сезона и заканчивается полной элиминацией паразитов к концу зимовки. В условиях умеренного климата проявления сезонности в популяциях *N. salmonis* отсутствуют.
10. Развитие имагинальной стадии *N. salmonis* в условиях экстремально холодного климата приводит к образованию формы червей вдвое меньшего размера по сравнению с крупной формой, обитающей в оптимальных условиях умеренного климата.

ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В журналах из списка ВАК:

Mikhailova E.I. Description and morphological variability of *Neoechinorhynchus beringianus* n. sp. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from north-eastern Asia / **E.I. Mikhailova**, G.I. Atrashkevich // Systematic Parasitology. – 2008. – Vol. 71, № 1. – P. 41-48.

Mikhailova E. I. Origination of a separate form of *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) in severe environment of the Asian Arctic. / **E.I. Mikhailova** // Parasitology Research. – 2013. – Vol. 112, № 1. – P. 1973-1981.

Mikhailova E. Phylogenetic relationships among *Neoechinorhynchus* species (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from North-East Asia based on molecular data. / B. Malyarchuk, M. Derenko, **E. Mikhailova**, G. Denisova // Parasitology International. – 2014. – Vol. 63, № 1. – P. 100-107.

В других изданиях:

Михайлова Е.И. Проблемы изучения скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) в России и первообнаружение *N. salmonis* Ching, 1984 в Палеарктике / **Е.И. Михайлова**, Г.И. Атрашкевич, Б.Е. Казаков // Успехи общей паразитологии. (Труды Ин-та паразитологии; Т. 44). – 2004. – М.: Наука. С. 211-220.

Михайлова Е.И. О значении признака, предложенного В.Я. Трофименко для разграничения видов *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919 и *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) / **Е.И. Михайлова** // Биоразнообразие и экология паразитов. (Труды Центра паразитологии ИПЭЭ РАН; Т. 46). – 2010. – М.: Наука. С. 148 – 155.